

УДК 576.895.122.2 : 594.37

**ИЗМЕНЕНИЕ ФОРМЫ РАКОВИНЫ ЛИТОРАЛЬНЫХ МОЛЛЮСКОВ  
LITTORINA SAXATILIS И LITTORINA OBTUSATA  
ПРИ ЗАРАЖЕННОСТИ ПАРТЕНИТАМИ ТРЕМАТОД**

© М. В. Панова, С. О. Сергиевский, А. И. Гранович

Приведено описание аномалий формы раковины, обнаруженных в двух беломорских популяциях литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*. Показана связь аномалий с зараженностью моллюсков партенитами микрофаллид группы «*pygmaeus*». Предложены гипотезы, объясняющие появление аномалий лишь у части зараженных особей. Рассмотрено пространственное распределение на литорали моллюсков с аномальной формой раковины.

Система брюхоногие моллюски-трематоды является модельным объектом для изучения особенностей паразито-хозяйинных отношений. Трематоды способны оказывать влияние на различные стороны жизнедеятельности моллюсков-хозяев (Гинецинская, 1968; Cheng, Snyder, 1982), в том числе скорость и характер роста (Sousa, 1983; Sturrock, Sturrock, 1971, и др.). Изменения характера роста неизбежно влияет на форму раковины моллюска, которая является у гастропод своеобразной структурой, отражающей особенности роста. Это приводит к появлению раковин, нетипичных для данного вида.

В ходе многолетних популяционных исследований *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* на Белом море в нескольких поселениях были обнаружены многочисленные особи с аномальной формой раковины. Поскольку экстенсивность инвазии моллюсков партенитами трематод, в частности микрофаллидами группы «*pygmaeus*», в данных популяциях достигает 60 % и более, было выдвинуто предположение о влиянии этих видов трематод на форму раковины литторин. Целью данного исследования послужило изучение связи аномалий формы раковины *L. saxatilis* и *L. obtusata* с зараженностью партенитами трематод. Были поставлены следующие задачи: 1) описание демографического состава группы особей с морфологическими аномалиями; 2) исследование экстенсивности инвазии различными видами трематод моллюсков с нормальной и аномальной формой раковин; 3) установление пространственного распределения моллюсков с аномальной формой раковины.

**МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

Исследования проведены в июле—августе 1993 г. в двух точках Кандалакшского залива Белого моря: на Западной косе Южной губы о. Ряжкова (Северный Архипелаг) и корге (небольшой, затопляемый во время прилива, островок) у Левины Наволока в губе Чупа.

Литоральная зона обеих точек представляет собой каменистую литораль с зарослями фукоидов. В нижнем и среднем горизонтах литорали фукоиды образуют сплошной покров, в верхнем горизонте представлены различные типы субстратов. Моллюски *L. obtusata* в пределах всех горизонтов локализуются почти исключительно на фукоидах, эвритопный вид *L. saxatilis* занимает, кроме того, поверхность валунов и участки гравия.

Количественные пробы были взяты при помощи рамки 1/40 кв. м (площадка) с фукоидов в нижнем и среднем горизонтах литорали и со всех типов субстратов

(поверхность валунов, фукоиды, открытые участки гравия) в верхнем горизонте. Расположение пробных площадок позволяет сравнивать состав поселения моллюсков в разных микробиотопах (горизонты литорали и мозаика субстратов в пределах верхнего горизонта для *L. saxatilis*). Данная методика была разработана в ходе популяционных исследований *L. saxatilis* и *L. obtusata* на Белом и Баренцевом морях и подробно описана в работах Галактионова и Добровольского (1984) и Сергиевского и Грановича (1989).

В лаборатории проводили описание собранных моллюсков, определяя вид моллюска, возраст по кольцам, образующимся на раковине в результате остановки роста моллюсков зимой, диаметр и форму раковины. Далее животные были вскрыты для определения пола и инвазии парthenитами трематод. При наличии паразитов определяли их вид, а также стадию развития для микрофаллид группы «*pygmaeus*». Более подробно методика описания количественных проб при исследовании популяций литторин была изложена ранее (Гранович и др., 1987; Сергиевский, Гранович, 1989).

В исследуемых популяциях *L. saxatilis* и *L. obtusata* отмечена зараженность 10 видами трематод, которые могут быть условно разделены на две экологические группы. В первую входят виды, имеющие в жизненном цикле стадию свободноплавающей церкарии: *Podocotyle atomon* (Rudolphi, 1802) (сем. Opcoelidae), *Cryptocotyle lingua* (Creplin, 1825) (сем. Heterophyidae), *Notocotylus* sp. Podlipaev, 1976 (сем. Notocotylidae), *Himasthla* sp. Podlipaev, 1976 (сем. Echinostomatidae), *Microphallus* sp. Podlipaev, 1979 (сем. Microphallidae) и *Renicola* sp. Podlipaev, 1979 (сем. Renicolidae). Для определения этих видов использованы описания Подлипаева (1979). Экстенсивность инвазии моллюсков паразитами данной группы в исследованных популяциях очень низка (сум-

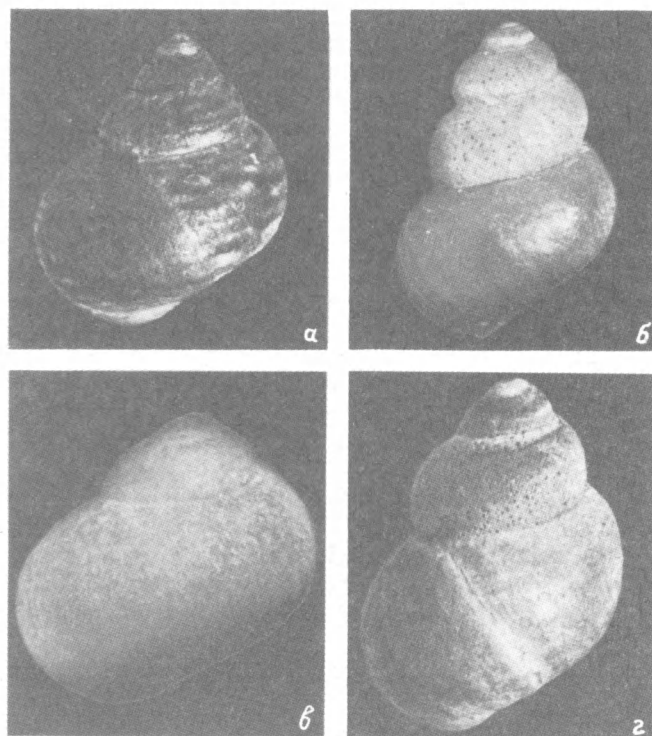
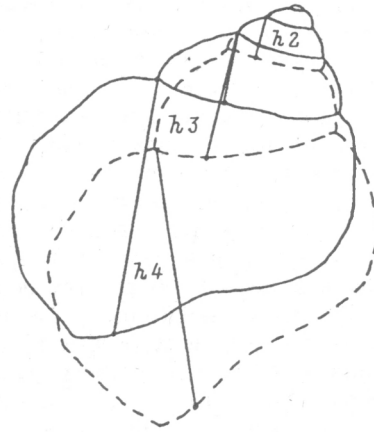


Рис. 1. Моллюски *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* с различной формой раковины.  
*L. saxatilis*: а — с нормальной, б — с аномальной формой раковины; *L. obtusata*: в — с нормальной, 2 — с аномальной формой раковины.

Fig. 1. Molluscs *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* with a different shell shape.

Рис. 2. Гипотететическая схема возникновения аномалий формы раковины *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*.

Fig. 2. Hypothetical scheme of the origin of shell shape abnormalities in *Littorina saxatilis* and *L. obtusata*.



марно менее 1 %) В другую группу следует отнести виды рода *Microphallus*, образующие видовой комплекс «*pygmaeus*» (сем. Microphallidae). В исследованных районах были встречены четыре вида: *M. pygmaeus* (Levinsen, 1881, nec Odher, 1905), *M. piriformes* (Odher, 1905), *M. pseudopygmaeus* Galaktionov, 1980 и *M. triangulatus* Galaktionov, 1984. Определение видов микрофаллид группы «*pygmaeus*» проводили по описаниям Галактионова (1980а, 1980б, 1983, 1984). В исследуемых районах суммарная зараженность моллюсков перечисленными видами может составлять 50 % и более (Галактионов, 1980а;

Галактионов, Добровольский, 1984; Гранович и др., 1987; Михайлова и др., 1988). При этом более 90 % общей зараженности инвазионными метацеркариями микрофаллид обусловлено видом *M. piriformes*. В дальнейшем при изложении полученных результатов использована суммарная зараженность микрофаллидами группы «*pygmaeus*». При обнаружении микрофаллидной инвазии отмечали стадию развития паразита: спорцисты, содержащие зародышевые шары или недоразвитых метацеркарий, относились к незрелым стадиям развития, в отличие от завершающих стадий развития, когда в спорцистах находились полностью сформированные инвазионные метацеркарии.

Для описания формы раковины моллюсков были использованы визуальные оценки, поскольку особи с морфологическими аномалиями безошибочно могут быть идентифицированы (рис. 1). При этом среди *L. saxatilis* и *L. obtusata* из популяции корги выделяли особей с нормальной формы раковины, с небольшими отклонениями и имеющих резкие морфологические аномалии. Для материала, собранного в популяции Западной косы, использована иная система оценок: нормальная—аномальная форма раковин. На части материала из популяции корги у Левина Наволока проведен морфометрический анализ. При помощи окуляр-микрометра у моллюсков были измерены высоты оборотов завитка  $h_2$  и  $h_3$  и высота последнего оборота  $h_4$ , при этом все раковины были ориентированы устьем вниз так, чтобы колумеллярная ось располагалась строго горизонтально (рис. 2). Подробнее выбор параметров для измерения рассмотрен в разделе «Результаты». Затем на основе полученных высот оборотов для каждой раковины была рассчитана относительная высота завитка  $H$ .

Для статистической обработки данных были использованы методы одномерной статистики, для данных морфометрии раковины, кроме того, проведены регрессионный и дисперсионный анализы в рамках стандартного пакета статистических программ Statistica.

Собрано и вскрыто 805 особей *L. saxatilis* и 766 особей *L. obtusata*; измерено 105 и 64 особи соответственно.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Характер аномалий раковин моллюсков. В исследованных популяциях *Littorina saxatilis* и *Littorina obtusata* обнаружены моллюски со сходными по характеру аномалиями формы раковины. Такие раковины заметно отличаются от остальных своей башенковидной формой (рис. 1). Один или несколько оборотов раковины, предшествующих последнему, выглядят «вздутыми», разделенными глубокими швами. Увеличенные обороты завитка создают впечатление «раскручивания» спирали раковины по колумеллярной оси. Однако, по-видимому, увеличения

непосредственно диаметра каждого оборота не происходит. Впечатление «вздутости» оборотов создается за счет смещения линии перекрывания предыдущего и последующего оборотов: швы проходят не по средней, наиболее широкой части оборота, а ниже, — в сужающейся его части (рис. 2). Такие аномалии характеризуются увеличением высоты перекрытых оборотов завитка  $h_2$  и  $h_3$ . Эти параметры и были выбраны для количественного описания формы раковин *L. saxatilis* и *L. obtusata* из популяции корги.

Для количественного описания деформации раковин использована относительная высота завитка раковины  $H = (h_2 + h_3)/h_4$ , где сумма высот второго и третьего оборотов завитка  $(h_2 + h_3)$  практически полностью определяет высоты завитка, так как первый оборот очень мал и зачастую корродирован. Вместе с тем  $(h_2 + h_3)$  является показателем наличия аномалий. Очевидно, что параметры  $h_2$  и  $h_3$  зависят от размера (возраста) моллюска. Для того чтобы сравнивать форму раковины у моллюсков разного размера, в отношении  $H$  была введена высота последнего, неперекрытого, оборота  $h_4$ , как характеристика размера раковины. Был проведен анализ корреляции  $(h_2 + h_3)/h_4$  и размеры (диаметра) раковины. Обнаружено, что у здоровых моллюсков обоих видов существует положительная зависимость величины  $H$  от диаметра раковин (рис. 3). У зараженных моллюсков достоверной зависимости величины  $H$  от размера не обнаружено (*L. saxatilis*:  $r = -0.24$ , *L. obtusata*:  $r = -0.04$ ;  $P > 0.05$ ). Для дальнейшего анализа величина  $H$  всех здоровых моллюсков была стандартизирована по среднему диаметру моллюсков в выборке по формуле

$$H_0 = \frac{a + bX_0}{a + bX} H,$$

где  $X_0$  — средний диаметр раковин моллюсков, который составляет 53.4 мм для *L. saxatilis* и 80 — для *L. obtusata*,  $X$  — диаметр раковины моллюска,  $H$  — относительная высота раковины моллюска,  $a$ ,  $b$  — коэффициенты уравнений линейной регрессии (рис. 3).

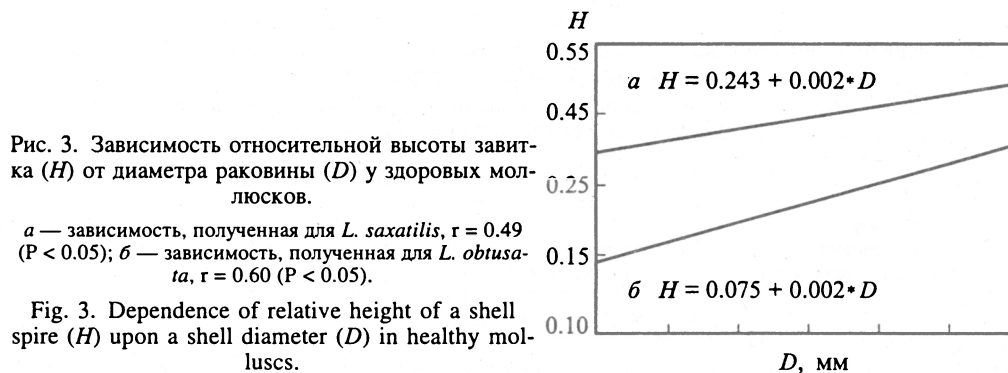
Описание раковин моллюсков обоих видов с помощью параметра  $H$  соответствует качественным оценкам формы раковины. У моллюсков с небольшими отклонениями оно выше, чем у особей с нормальной формой раковины (рис. 4). Максимальное значение  $H$  наблюдается в группе с сильными аномалиями. Следовательно, предложенное отношение  $H$  адекватно описывает наблюдаемые отклонения.

2. Частота встречаемости аномалий и связь с зараженностью. Частоты аномалий формы раковины составили 8.32 % среди *L. saxatilis* и 8.1 % — среди *L. obtusata* в популяции Западной косы, 6.48 и 7.5 % соответственно в популяции корги у Левина Наволока.

Частоты морфологических отклонений в различных возрастных группах моллюсков не различаются, аномалии обнаружены у особей обоих видов, начиная с трехлетнего возраста. Среди самцов и самок частоты аномалий одинаковы ( $P > 0.05$ ).

В исследуемых популяциях экстенсивность инвазии микрофаллидами группы «*prugmaeus*» исключительно высока и составила 64.81 % для *L. saxatilis* и 49.66 — для *L. obtusata* в популяции корги у Левина Наволока и 64.96 % для *L. saxatilis* и 49.76 — для *L. obtusata* в популяции Западной косы о. Рязкова.

Для исследования связи аномалий формы раковины моллюсков с зараженностью было проведено сравнение экстенсивности инвазии особей с нормальной и выраженной аномальной формой раковин (на основе качественных оценок). Все особи *L. saxatilis* с аномальной раковиной и обеих популяциях и *L. obtusata* с аномальной раковиной в популяции Западной косы содержали инвазионных метацеркарий микрофаллид группы «*prugmaeus*», тогда как среди особей с нормальной формой раковины экстенсивность инвазии этими паразитами существенно меньше (табл. 1). Недостаточный объем выборки *L. obtusata* с аномальной фор-



мой раковины из популяции корги ( $n = 6$ ) не позволил провести сравнение. Распределение среди моллюсков инвазии незрелыми стадиями микрофаллид носит альтернативный характер: ни в одном случае особи с аномальной формой раковины не содержали незрелых стадий развития паразита, в то же время ранние стадии заражения были обнаружены у особей с нормальной формой раковины (табл. 1). Для *L. saxatilis* с нормальной и аномальной формой раковин различия в экстенсивности инвазии незрелыми стадиями микрофаллид статистически значимы (табл. 1).

Доля моллюсков с аномальной формой раковины от общего числа зараженных особей зависит от местоположения на литорали. Частоты аномальных особей среди зараженных *L. obtusata* в популяции Западной косы выше в верхнем горизонте пояса фукоидов по сравнению со средним и нижним (табл. 2). Для

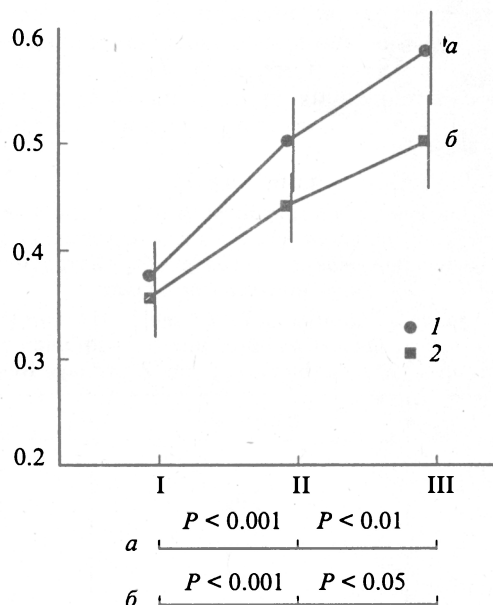


Рис. 4. Средние значения относительной высоты завитка ( $H$ ) у моллюсков с различной формой раковины.

1 — *L. saxatilis*; 2 — *L. obtusata*; по оси ординат — высота завитка ( $H$ ); по оси абсцисс — форма раковины: I — нормальная, II — аномальная 1-й степени, III — аномальная 2-й степени. Для средних значений  $H$  указаны 95%-ные доверительные интервалы и статистическая значимость различий  $P$  (сравнение по критерию Стьюдента).

Fig. 4. Mean values of relative height of shell spire ( $H$ ) in molluscs with different shell shape.

Таблица 1

Экстенсивность инвазии партенитами трематод моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* с нормальной и аномальной формой раковин

Table 1. Infection rate with trematode parthenites in molluscs *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* with normal and abnormal shell shape

Зараженность и количество вскрытых моллюсков	Район сбора					
	Западная коса				Корга	
	<i>L. saxatilis</i>		<i>L. obtusata</i>		<i>L. saxatilis</i>	
	Н	А	Н	А	Н	А
Общая экстенсивность зараженности	61.48	100**	45.33	100**	64.85	100**
Микрофаллиды группы « <i>pygmaeus</i> » инвазионные метациркарии	52.41	100**	38.27	100**	37.62	100**
Микрофаллиды группы « <i>pygmaeus</i> » незрелые стадии	9.07	0*	6.88	0	24.75	0**
Количество вскрытых моллюсков	540	49	567	50	202	14

Примечание. Указаны различия в экстенсивности инвазии моллюсков с нормальной (Н) и аномальной (А) формой раковин: \* —  $P < 0.05$ , \*\* —  $P < 0.01$  (сравнение с помощью t-критерия).

*L. saxatilis* в той же популяции соответствующий показатель не связан с горизонтом литорали (табл. 2). Однако *L. saxatilis* в отличие от *L. obtusata* использует разные типы субстратов, представленные в верхней литорали. При этом наибольшая концентрация аномальных особей наблюдается на поверхности камней; она выше, чем в частях поселения на гравии и фукоидах (табл. 2). Следовательно, существует тенденция увеличения частоты морфологических аномалий среди зараженных моллюсков обоих видов в верхнем и среднем гори-

Таблица 2

Доля моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* (в %) с аномальной формой раковины от общего числа зараженных микрофаллидами группы «*pygmaeus*» по различным биотопам в популяции Западной косы

Table 2. Quota of molluscs *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* (%) with abnormal shell shape in a total number of molluscs infected with microphallids of the «*pygmaeus*» group in different biotopes in the Zapadnaya Kosa population

Место сбора	<i>L. saxatilis</i>	<i>L. obtusata</i>
Горизонты		
верхний	9.78	26.32
средний	10.77	9.92
нижний	2.56	5.66
Субстраты		
камень	21.95	
фукоиды	8.67	
гравий	8.06	

Примечание. Различия между величинами частот в рамках статистически значимы ( $P < 0.01$ ).

Таблица 3

Однофакторные дисперсионные анализы варьирования параметра  $H$  у *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* (фактор «зараженность»)

Table 3. One-factor analyses of variance of the parameter  $H$  variation in *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* (factor «infection»)

Вид	df факториальная	MS факториальная	df остаточная	MS остаточная	F	P
<i>L. saxatilis</i>	2	0.031	76	0.005	5.843	0.004
<i>L. obtusata</i>	2	0.039	60	0.007	5.226	0.008

зонтах литорали; аномальные *L. saxatilis* локализуются в пределах верхнего горизонта в основном на поверхности камней.

3. Результаты морфометрического анализа *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* в популяции корги у Левина Наволока. Влияние факторов зараженности и пространственной локализации на относительную высоту завитка моллюсков  $H$  было исследовано методом дисперсионного анализа. Предварительно значения величины  $H$  были подвергнуты lg-трансформации. Распределение полученной величины является нормальным для *L. obtusata* ( $\chi^2 = 2.07$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.7$ ) и незначительно отличается от нормального у *L. saxatilis* ( $\chi^2 = 12.01$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.02$ ), так как является суммой двух нормальных распределений, относящихся к здоровым и зараженным особям. Во всех проведенных вариантах анализа дисперсия была гомогенной (по результатам тестов Бартлетта и Кочрена).

Однофакторные дисперсионные анализы показали влияние зараженности на форму раковины моллюсков двух видов (табл. 3). При этом значительное увеличение параметра  $H$ , оценивающего степень деформации раковин, наблюдается у моллюсков, содержащих инвазионные метацеркарии микрофаллид (рис. 5). Средние значения  $H$  у здоровых особей и содержащих незрелые стадии развития паразитов не различаются для обоих видов хозяина (рис. 5, а, б).

Для исследования влияния пространственного положения на литорали на форму раковины моллюсков проведены двухфакторные дисперсионные анализы.

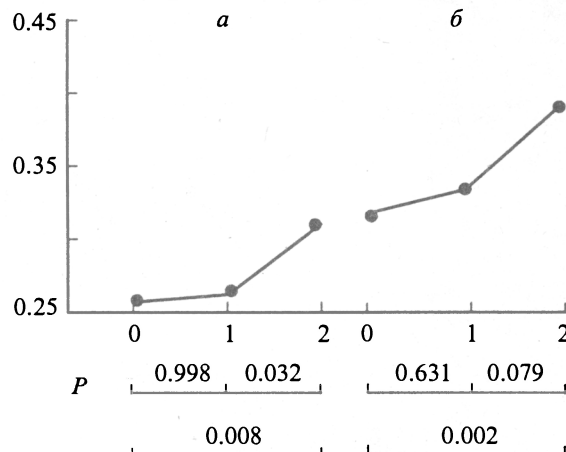


Рис. 5. Относительная высота завитка ( $H$ ) моллюсков *Littorina obtusata* (а) и *L. saxatilis* (б) в зависимости от зараженности.

По оси ординат — высота завитка ( $H$ ); по оси абсцисс — зараженность; 0 — здоровые особи, 1 — особи, содержащие незрелые стадии развития паразита, 2 — особи, содержащие инвазионных метацеркарий; внизу — статистическая значимость межгрупповых различий  $P$  (сравнение по критерию Ньюмена—Кьюла).

Fig. 5. Relative height of shell spire ( $H$ ) in *Littorina obtusata* (а) and *L. saxatilis* (б) in dependence on infection.

Таблица 4

Двухфакторные дисперсионные анализы варьирования параметра  $H$  у *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* (фактор «зараженность» и «горизонт литорали»)  
 Table 4. Two factors analyses of variance of the parameter  $H$  variation in *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* (factors «infection» and «intertidal zone»)

Вид	Источник варьирования	df факториальная	MS факториальная	df остаточная	MS остаточная	F	P
<i>L. saxatilis</i>	Зараженность	1	0.032	100	0.006	5.222	0.024
	Горизонт	1	0.059			9.809	0.002
	Взаимодействие	1	0.006			0.991	0.322
<i>L. obtusata</i>	Зараженность	1	0.054	57	0.006	8.48	0.005
	Горизонт	2	0.021			3.244	0.036
	Взаимодействие	2	0.007			1.052	0.356

Фактор «зараженность» в данном случае имел две градации, так как здоровые и содержащие незрелые стадии развития паразитов особи были объединены в одну группу для уравнивания дисперсионного комплекса. Фактор «горизонт» в случае *Littorina obtusata* имел три градации: «нижний», «средний», «верхний», соответствующие частям пояса фукоидов. В случае *L. saxatilis* были выделены две градации: «нижний», включающий нижнюю и среднюю части пояса фукоидов, и «верхний», включающий верхнюю часть пояса фукоидов и камни в верхней зоне литорали. Различное выделение горизонтов для двух видов отражает различия зонального распределения моллюсков.

Дисперсионный анализ показал влияние факторов зараженности и горизонта литорали на форму раковин моллюсков двух видов (табл. 4). Увеличение относительной высоты завитка наблюдается в «среднем» горизонте у *Littorina obtusata* (рис. 6, а) и в «верхнем» горизонте у *L. saxatilis*. Различия между групповыми средними по фактору зараженности аналогичны полученным в результате однофакторного анализа.

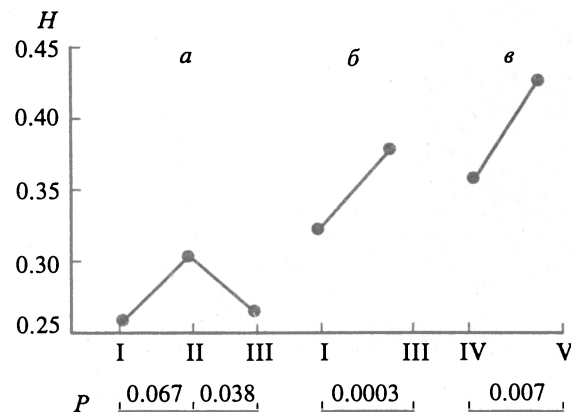


Рис. 6. Относительная высота завитка ( $H$ ) моллюсков *Littorina obtusata* (а) и *L. saxatilis* (б, в) в зависимости от местообитания.

По оси абсцисс для а, б — горизонты: I — нижний, II — средний, III — верхний; для в — субстраты: IV — фукоиды, V — камни.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 5.

Fig. 6. Relative height of shell spire ( $H$ ) in *Littorina obtusata* (а) and *L. saxatilis* (б, в) in dependence on the molluscs habitats.



Применить двухфакторный дисперсионный анализ по описанной схеме для оценки влияния типа субстрата (камни и фукоиды в верхнем горизонте литорали) на форму раковины *Littorina saxatilis* не удалось, поскольку почти все особи на камнях содержали инвазионных метацеркарий микрофаллид. Однако было обнаружено, что внутри группы зараженных особей форма раковины связана с типом субстрата. У моллюсков, собранных с камней, относительная высота завитка  $H$  и, следовательно, степень деформации раковины значительно выше, чем у моллюсков, собранных с фукоидов (рис. 6, в).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении влияния трематод на жизнедеятельность моллюсков одним из интегральных параметров, отражающих физиологическое состояние организма хозяина, является рост. Многие авторы указывают на изменение скорости роста зараженных моллюсков (Sturrock, 1966; McClelland, Bourns, 1969; Meuleman, 1972; Wilson, Denison, 1980; Hughes, Answer, 1982; Sousa, 1983, и др.). В отдельных случаях отмечено изменение формы раковины зараженных моллюсков. Вдутье последнего оборота наблюдалось у моллюсков сем. *Lymnaeidae*, зараженных несколькими видами трематод (Cheng, 1967). Аномалии формы раковины (вдутье оборотов и асимметрия завитка, изменение соотношения высоты и ширины раковины) отмечены при зараженности *Hydrobia ulvae* несколькими видами трематод (Rothschild, 1936; Rothschild, Rothschild, 1939). Подобные отклонения формы раковины затрагивают значительную часть завитка и, вероятно, вызваны изменением характера роста моллюсков после заражения. Аномалии более локального характера обнаружены у *Biomphalaria glabrata* в связи с паразитированием *Schistosoma mansoni* (Sturrock, Sturrock, 1971). У зараженных моллюсков появляется изгиб края устья на дорсальную сторону, что, по-видимому, связано с локализацией и выходом церкарий из мантии на дорсальной стороне.

В изученных беломорских популяциях *L. saxatilis* и *L. obtusata* были обнаружены моллюски с аномальными башенковидными раковинами. Увеличение высоты оборотов завитка происходит, по-видимому, в результате смещения линии перекрывания оборотов вниз. В системе параметров, предложенных Раупом для описания формы спиральных раковин (Raup, 1966; Рауп, Стэнли, 1974), смещение линии перекрывания оборотов соответствует увеличению переноса оборота. Полагают, что величина переноса оборота у моллюсков одного вида имеет постоянное значение (Raup, 1966; Рауп, Стэнли, 1974). Следовательно, у обнаруженных особей с аномальной формой раковины под действием каких-либо причин происходит качественное изменение характера роста. Все моллюски с выраженными морфологическими аномалиями содержали партенит микрофаллид группы „*rugmaeus*”, на завершающей стадии развития (спороцисты, заполненные инвазионными метацеркариями). Связь изменений формы раковины литторин с зараженностью партенитами микрофаллид подтверждается сравнением экстенсивности инвазии моллюсков с нормальной и аномальной формой раковин и результатами морфометрии раковин здоровых и зараженных моллюсков. Следовательно, можно предполагать, что микрофаллиды группы „*rugmaeus*» оказывают сильное влияние на характер роста хозяев, вызывая образование у моллюсков раковин аномальной формы.

Экстенсивность инвазии литторин видами трематод, содержащих в жизненном цикле стадию свободноживущей церкарии, в исследованных популяциях очень низка, что не позволяет анализировать влияние данных видов трематод на характер роста хозяина. Было обнаружено по одному очень крупному экземпляру *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* с аномальной формой раковины, первый из которых был заражен *Himasthla* sp., второй — *Cryptocotyle lingua*. Поскольку была показана положительная зависимость относительной высоты завитка и размера (возраста) моллюска, аномалии формы раковины в данном случае могут иметь воз-

растной характер. В двух случаях моллюски *L. saxatilis* с аномальной формой раковины были заражены одновременно *Microphallus piriformes* и *Himasthla* sp., и в двух других случаях — *M. piriformes* и *Notocotylus* sp.

В исследованных популяциях значительная часть моллюсков, зараженных микрофаллидами группы «*pygmaeus*», все же имела нормальную форму раковины. Причиной тому может служить различная длительность существования моллюсков с момента заражения. Очевидно, что для формирования аномалий, затрагивающих большую часть завитка раковины, рост зараженных особей должен продолжаться в течение достаточно длительного времени. Максимальная продолжительность жизни *L. saxatilis* и *L. obtusata* на Белом море достигает 6—8 и 8—10 лет соответственно (Кузнецов, 1960), рост моллюсков продолжается всю жизнь (Матвеева, 1974). В то же время отличительной особенностью жизненного цикла микрофаллид группы «*pygmaeus*» является длительное существование в организме моллюска, который выполняет роль и первого, и второго промежуточных хозяев (Галактионов, 1980а). В беломорских и баренцевоморских популяциях *L. saxatilis* и *L. obtusata* после заражения моллюсков осенью предыдущего года или весной текущего паразиты достигают стадии инвазионных метацеркарий к концу лета (Галактионов, 1979, 1980в). Метацеркарии способны длительное время оставаться в моллюске, сохраняя жизнеспособность и инвазионность (Галактионов, 1980в). Предположительно зимой большинство моллюсков, содержащих инвазионных метацеркарий, погибают под действием неблагоприятных климатических условий, однако в закрытых участках акватории с ранним становлением ледового покрова небольшая часть таких особей переживает зимний период (Галактионов, 1979, 1980в; уст. сообщ. Грановича А. И.). Вполне вероятно, что часть зараженных моллюсков переживает несколько сезонов после заражения. Если паразиты изменяют характер роста всех зараженных моллюсков, то большинство из них будет иметь незначительный аномальный прирост, образованный за один сезон после заражения и не влияющий на форму раковины в целом. Небольшая часть зараженных особей будет образовывать аномальный прирост в течение двух и более сезонов и, следовательно, иметь ярко выраженную аномальную форму раковины. Подобные случаи, по-видимому, были отмечены при качественной оценке формы раковины. Отсутствие аномалий среди моллюсков, содержащих незрелые стадии развития паразитов, подтверждает данную гипотезу.

Кроме зараженности парентитами трематод на форму раковины моллюсков влияет, по-видимому, тип местообитания. Об этом свидетельствуют неравномерное пространственное распределение особей с аномальной формой раковины и результаты морфометрии раковин моллюсков из разных местообитаний. Так, в популяции Западной косы увеличение частоты аномалий среди зараженных особей двух видов наблюдается в верхнем горизонте. В популяции корги относительная высота завитка моллюсков увеличивается в верхнем (*Littorina saxatilis*) и среднем (*L. obtusata*) горизонтах. Кроме того, среди зараженных *L. saxatilis* концентрация моллюсков с аномальной формой раковины и максимальная высота завитка особей наблюдается на поверхности камней.

Известно, что для указанных местообитаний характерна повышенная экстенсивность инвазии литторин микрофаллидами группы «*pygmaeus*» (Галактионов, Добровольский, 1984; Гранович и др., 1985; Михайлова и др., 1988). Были предложены две гипотезы, объясняющие особенности пространственного распределения зараженных моллюсков.

1. К отдельным горизонтам литорали приурочены локальные группировки моллюсков; различия в экстенсивности инвазии моллюсков между горизонтами связаны с различной вероятностью заражения в каждом горизонте (Галактионов, Русанов, 1983; Галактионов, Добровольский, 1984; Галактионов, Марасаев, 1986). Если моллюски в течение жизни остаются в пределах одного горизонта, можно предполагать, что экстремальные условия обитания в верхней литорали оказывают дополнительное влияние на характер роста моллюсков.

2. Повышенная экстенсивность инвазии *Littorina saxatilis* на камнях связана с влиянием паразитов на поведение моллюска-хозяина, приводящим к концентрации зараженных особей на открытых поверхностях, где вероятность поедания моллюска птицами — окончательными хозяевами микрофаллид, — наиболее высока (Галактионов, Добровольский, 1984; Сергиевский и др., 1984; Михайлова и др., 1988; Галактионов, 1990). В таком случае моллюски с наибольшим сроком заражения и, следовательно, с наиболее выраженными аномалиями формы раковины могут быть найдены в популяции именно на поверхности камней. Для проверки данных гипотез, объясняющих неравномерное пространственное распределение зараженных особей в целом и, в частности, моллюсков с аномальной формой раковины, необходимы специальные исследования перемещений моллюсков в естественных условиях.

### Список литературы

- Галактионов К. В. Сезонная динамика зараженности моллюсков *Littorina saxatilis* партенитами *Microphallus pygmaeus* (Levinsen, 1881) (Trematoda: Microphallidae) в губе Ярнышной (Восточный Мурман) // Моллюски: основные результаты их изучения. Сб. 6. Л., 1979. С. 31—32.
- Галактионов К. В. Партеногенетические поколения трематод семейства Microphallidae Travassos, 1920 (развитие, размножение, экология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1980а. 24 с.
- Галактионов К. В. Четыре типа метацеркарий рода *Microphallus* из моллюсков *Littorina saxatilis* и *Littorina obtusata* Баренцева и Белого морей // Вест. ЛГУ. Биология. 1980б. Вып. 1. С. 21—28.
- Галактионов К. В. Сезонная динамика развития партенит микрофаллид группы «*pygmaeus*» в моллюсках *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* в губе Ярнышной (Восточный Мурман) // Вопросы паразитологии водных беспозвоночных животных. Вильнюс, 1980в. С. 22—23.
- Галактионов К. В. Микрофаллиды группы «*pygmaeus*» // Вест. ЛГУ. Биология. 1983. Вып. 3. С. 20—30.
- Галактионов К. В., Русанов Н. И. Некоторые эколого-популяционные аспекты взаимоотношений в системе моллюски рода *Littorina*—партениты трематод на участке побережья Восточного Мурмана // Исследования биологии, морфологии и физиологии гидробионтов. Апатиты, 1983. С. 65—83.
- Галактионов К. В. Микрофаллиды группы «*pygmaeus*»: описание вида *Microphallus triangularis* sp. nov. (Trematoda: Microphallidae) // Вест. ЛГУ. Биология. 1984. Вып. 1. С. 5—11.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофаллид группы «*pygmaeus*» (Trematoda: Microphallidae) // Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты, 1984. С. 8—41.
- Галактионов К. В., Марасаев С. В. Некоторые закономерности в распределении зараженности моллюсков рода *Littorina* партенитами трематод на литорали Баренцева и Белого морей // Вест. ЛГУ. Биология. 1986. Вып. 1. С. 88—90.
- Галактионов К. В. К вопросу о влиянии паразитирования партенит микрофаллидных трематод на распределение моллюсков р. *Littorina* по субстратам литоральной зоны // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1990. С. 236—237.
- Генецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968. 411 с.
- Гранович А. И., Михайлова Н. А., Сергиевский С. О. Влияние зараженности партенитами трематод на пространственную структуру популяций *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985. С. 102—103.
- Гранович А. И., Михайлова Н. А., Сергиевский С. О. Возрастные особенности зараженности популяций литоральных моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* партенитами трематод // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 6. С. 721—729.
- Михайлова Н. А., Гранович А. И., Сергиевский С. О. Влияние зараженности партенитами трематод на микробиотическое распределение моллюсков *Littorina obtusata* и *Littorina saxatilis* // Паразитология. 1988. Т. 22, вып. 5. С. 398—407.

- Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 322 с.
- Матвеева Т. А. Экология и жизненные циклы массовых видов брюхоногих моллюсков Баренцева и Белого морей. Л.: Наука. 1974. С. 65—90.
- Подлипаев С. А. Партениты и личинки трематод литоральных моллюсков Восточного Мурмана // Экологическая и экспериментальная паразитология. Вып. 2. Л., 1979. С. 26—29.
- Рауп Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. М.: Мир, 1974. 390 с.
- Сергиевский С. О., Гранович А. И., Михайлова Н. А. Неравномерное распределение на литорали моллюсков *Littorina obtusata* и *Littorina saxatilis* (Gastropoda: Prosobranchia), зараженных партенитами трематод // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 6. С. 929—931.
- Сергиевский С. О., Гранович А. И. Пространственная мозаичность в структуре популяций литорального моллюска *Littorina saxatilis* (Olivi) // Зоологические исследования беломорских организмов. Тр. ЗИН АН СССР. 1989. Т. 203. С. 146—168.
- Cheng T. C., Snyder R. W. Studies on host-parasites relationships between larval trematodes and their hosts. 1. A review // Trans. American Microsc. Soc. 1982. Vol. 81. P. 209—228.
- Cheng T. C. Marine molluscs as hosts for symbiosis with a review of known parasites of commercially important species // Advanc. Mar. Biol. 1967. Vol. 5. 382 p.
- Hughes R. N., Answer P. Growth, spawning and trematode infection of *Littorina littorea* (L.) from an exposed shore in North Wales // J. Moll. Stud. 1982. Vol. 48. P. 321—330.
- McClelland C., Bourns T. K. Effects of *Triphobilharzia ocellata* on growth, reproduction and survival of *Lymnaea stagnalis* // Exp. Parasitol. 1966. Vol. 24. P. 137—146.
- Meulemann E. A. Host-parasite relationships between the fresh-water pulmonate *Biomphalaria pfeifferi* and the trematode *Schistosoma mansoni* // Netherl. J. Zool. 1972. Vol. 22. P. 355—427.
- Raup D. M. Geometric analysis of shell coiling: general problems // J. Paleont. 1966. Vol. 40. P. 1178—1190.
- Rothschild M. Gigantism and variation in *Peringia ulvae* Pennant, 1777 caused by infection with larval trematode // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1936. Vol. 20. P. 537—546.
- Rothschild M., Rothschild A. Some observations on the growth of *Peringia ulvae* (Pennant, 1777) in the laboratory // Novit. Zool. 1939. Vol. 1. P. 240—247.
- Sousa W. Host life history and the effect of parasitic castration on growth: a field study of *Cerithidia californica* Haldeman and its trematode parasites // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1983. Vol. 73. P. 273—296.
- Sturrock B. M. The influence of infection of *Schistosoma mansoni* on the growth rate and reproduction of *Biomphalaria pfeifferi* // Annal. Tropic. Med. Parasitol. 1966. Vol. 60. P. 187—191.
- Sturrock B. M., Sturrock R. F. Shell abnormalities in *Biomphalaria glabrata* infected with *Schistosoma mansoni* and their significance in field transmission studies // J. Helminthol. 1971. Vol. 45. P. 201—210.
- Wilson R. A., Denison J. The parasitic castration and gigantism of *Lymnaea truncatula* infected with the larval stages of *Fasciola hepatica* // Z. Parasitenk. 1980. Bd 61. S. 109—119.

СПбГУ, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 15.07.1998

# ABNORMAL SHELL SHAPE OF THE INTERTIDAL MOLLUSCS LITTORINA SAXATILIS AND LITTORINA OBTUSATA INFECTED WITH TREMATODES

M. V. Panova, S. O. Sergievsky, A. I. Granovitch

**Key words:** trematode, intertidal molluscs, shell shape.

## SUMMARY

Gastropode molluscs *L. saxatilis* and *L. obtusata* were investigated in two sites of the White Sea coast (Ryazhkov Island and Levin Navolok, Kandalaksha Bay). The molluscs in the studied sites were heavily infected with trematodes parasites (about 65 % for *L. saxatilis* and 50 % for *L. obtusata*). The frequency of the shell shape abnormalities in both species were 7—8 % in the studied sites. The shell spires of these shells were extremely high with «balloned» whorls probably due to downward displacement of the shell sutures.

All snails with abnormal shell were infected by microphallides of «*pygmaeus*» group (mainly *M. piriformes*) at the final stage of development. The parasites prevalence of the molluscs with the nor-

mal shell was significantly lower. The morphological analysis of shells revealed that the spire height in infected snails increased as compared to uninfected ones. All these data confirm that the shell shape deviations of littorines were caused by the trematodes. However, many of the littorines infected by *M. piriformes* hadn't got any shell deviations. These cases seemed to be connected with the recent infestation. Here the shell increment was not yet affected by the parasites. This suggestion was supported by the investigation of the shell shape in the molluscs contained the early development stages of the microphallides.

The morphometrical analysis also showed that the shell shape of periwinkles was dependent on the type of habitat (intertidal zone and substrate type). The relative spire height was the highest in *L. obtusata* and *L. saxatilis* from the upper zone (*L. saxatilis* especially from the stones). Thus, specific microhabitat may affect on the molluscs shell independently or intensify the influence of trematode infection.